REPRODUCTION ET CROISSANCE DE LA LIMANDE *LIMANDA LIMANDA* (LINNAEUS , 1758) (TÉLÉOSTÉEN, PLEURONECTIDAE) EN MANCHE ORIENTALE ET BAIE DE DOUARNENEZ

par

C. DENIEL [(1)] et M. TASSEL [(2)]

RÉSUMÉ.– La reproduction (période de ponte, cycle sexuel), la croissance (application de l'équation de Von Bertalanffy), la taille et l'âge de première maturité ont été étudiés chez les limandes *Limanda limanda* vivant en baie de Douarnenez (France-Bretagne) et en Manche Orientale). Les périodes de ponte sont identiques sur les deux zones d'étude : l'espèce se reproduit au printemps, de février à avril. A âge égal, et quel que soit le sexe, les limandes de Manche orientale sont plus petites que celles de la baie de Douarnenez. Dans chacune des populations, les femelles ont des longueurs asymptotiques plus élevées que les mâles qui, à partir de la troisième année, sont en moyenne plus petits. Les femelles de la baie de Douarnenez sont sexuellement mûres pour la première fois à une taille supérieure à celles de la Manche orientale. Sur les deux zones, elles se reproduisent pour la première fois au début de la troisième année.

ABSTRACT.– Reproduction (spawning period, sexual cycle), growth (using von Bertalanffy's equation), length and age at first maturity have been studied in Dab *Limanda limanda* living in Douarnenez bay (France-Brittany) and in the eastern part of the English Channel. Late winter and early spring are the spawning seasons for dab from the two areas : breeding take place from February to April. In both populations females have greater asymptotic lengths than males which, from the third year, are smaller in size. In Douarnenez bay, females breed for the first time at a longer size than those of the eastern English Channel, at the beginning of their third year of life.

Mots-clés : Pleuronectidae, Téléostei, *Limanda limanda*, sexual cycle, spawning season, growth. ANE English Channel, ANE France.

La Limande *Limanda limanda* (Linnaeus, 1758) est une des espèces de Pleuronectiformes les plus communes de mer du Nord. Poisson plat d'eaux froides, elle a une aire de répartition surtout nordique : on la pêche le long des côtes européennes de la Mer Blanche au golfe de Gascogne, mais aussi en Islande (Wheeler, 1969). Elle ne semble pas dépasser vers le sud la latitude de San Sébastian (Lozano y Rey, 1960) L'espèce est donc, en Manche orientale et en baie de Douarnenez au Sud de son aire de répartition géographique (Fig. 1).

(1) Laboratoire de Biologie Animale - Poissons marins, Université de Bretagne Occidentale, 6 av. Le Gorgeu, 29287 BREST CEDEX.

(2) Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, Centre de Boulogne/Mer, 150 quai Gambetta, 62321 BOULOGNE/MER CEDEX.

Cybium, 1986, 10(2) : 155-176.

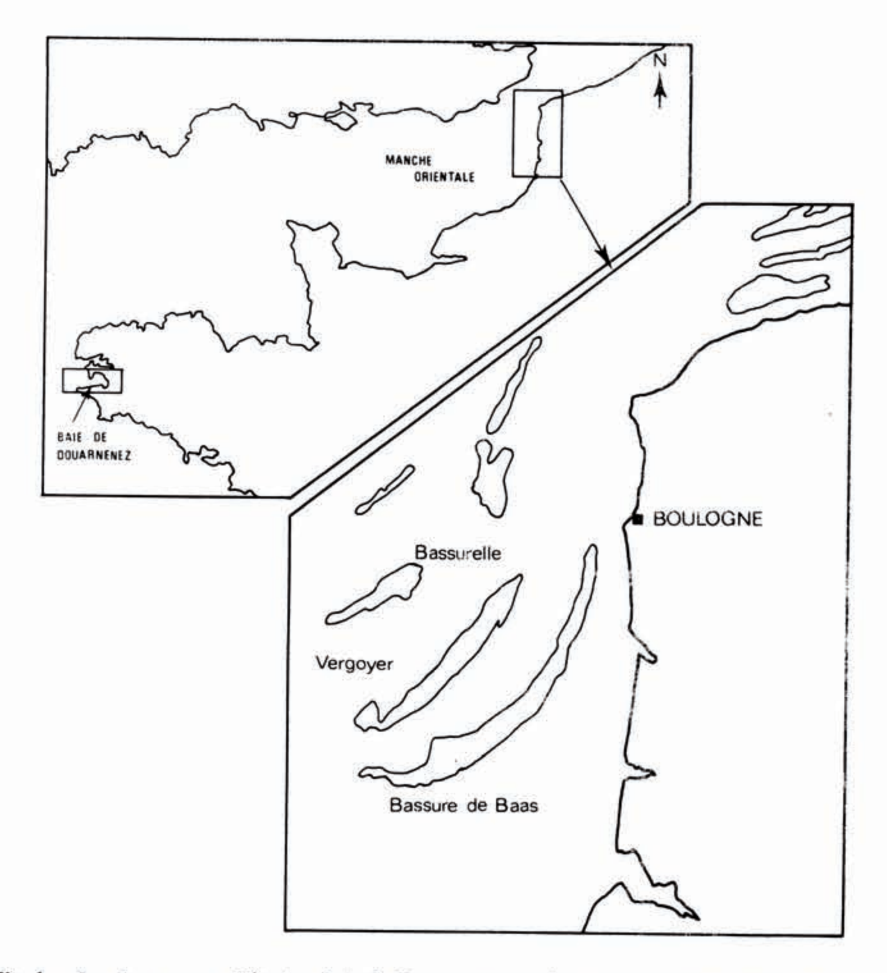


Fig. 1.– Les deux zones d'étude : baie de Douarnenez et région de Boulogne, en Manche orientale.

La Limande est, avec la Plie *Pleuronectes platessa* et la Sole *Solea vulgaris*, une des espèces de poissons plats les plus exploitées de l'Atlantique Nord-Est (16 309 tonnes en 1981, tous pays confondus). Les travaux réalisés sur la biologie de *L. limanda* restent pourtant assez rares. Ceux disponibles présentent l'intérêt, pour une étude comparative, d'être disséminés sur l'essentiel de l'aire de répartition géographique de l'espèce : en mer du Nord (Lee, 1972 ; Htun-Han, 1978), le long des côtes danoises (Poulsen, 1933), dans les eaux de l'Ile de Man (Ortega-Salas, 1980) et de l'Islande (Jônsson, 1966). Les populations les plus méridionales n'avaient, jusqu'alors, que peu attiré l'attention ; le présent travail apporte un complément à nos connaissances sur la reproduction et la croissance de la Limande, vivant sur les deux zones d'étude, dans des conditions physiques et d'exploitation différentes.

ZONES DE PECHE ET METHODE D'ETUDE :

Méthodes d'études de la reproduction

Pour localiser les périodes de reproduction de l'espèce dans le temps, nous avons utilisé une échelle de maturation des ovaires en 5 stades (pour les limandes de Manche seulement) et un indice (le rapport gonado-somatique, R.G.S.) pour les mâles et les femelles des deux zones d'étude. Cette étude macroscopique a été complétée par celle, histologique, de l'état interne des ovaires au cours du cycle sexuel (uniquement pour les femelles de la baie de Douarnenez).

– l'échelle de maturation :

La distinction entre les différents états macroscopiques que revêt un ovaire pendant l'ovogenèse doit répondre à un critère essentiel : l'identification rapide et aisée du stade en minimisant l'erreur d'interprétation possible. Nous avons ainsi choisi, en accord avec Htun Han (1978), une échelle en 5 stades (Tabl. I).

Tabl. I. – Stades et aspects macroscopiques de l'ovaire pendant son développement chez la Limande.

STADE	ETAT	ASPECT MACROSCOPIQUE
I	Immature	Ovaire blanc - ne dépasse pas 2 cm de longueur.
II	Début de développement	Ovaire rosâtre et translucide, de 2 à 7 cm de longueur.
III	Développement Vitellogenèse	Ovaire rose-orangé - aspect granuleux Ovocytes visibles à travers la membrane ovarienne Vascularisation peu développée.
IV	Pré-ponte Ponte	Présence d'ovocytes hyalins. Ovaire à aspect moucheté. Vascularisation très développée. Une pression sur l'abdomen libère les ovocytes.
V	Post-ponte Récupération	Ovaire partiellement ou totalement vidé - membrane rougeâtre. Aspect déliquescent du contenu ovarien.

– l'indice : R.G.S.

Le rapport gonado-somatique peut être considéré comme un véritable « coefficient de maturité » (Lahaye, 1979), dont la représentation graphique traduit correctement les différentes étapes du cycle sexuel. Nous l'avons utilisé en prenant le poids du poisson éviscéré (Ppe) comme référence.

– l'étude histologique :

Les échantillons destinés à cette étude ont été prélevés dans la région moyenne de l'ovaire puis fixés au Bouin hollande ou au Bouin alcoolique Duboscq.

Nous avons choisi la coloration trichromique de Masson (modifiée) qui permet une bonne étude des structures internes de l'ovocyte et des étapes de l'ovogenèse. Au cours du cycle, les cellules germinales passent par cinq stades typiques et reconnaissables (Barr, 1963 - Htun Han, 1978).

En nous inspirant de ces auteurs, nous les avons ainsi définis chez la Limande (Tabl. II) :

Tabl. II. – Stades et caractères microscopiques de l'ovaire de Limande pendant son développement.

STADE	ETAT	ASPECT MICROSCOPIQUE
I	Ovocyte immature	Accroissement du volume cytoplasmique - diamètre 70-120 µ. Gros noyau à nucléoles périphériques cytoplasme homogène.
II	Début de la vitellogenèse	Apparition d'une couronne de vacuoles dans le cytoplasme qui devient hétérogène - début de la formation de la zone pellucide. Diamètre 120-150 µ.
III	Vitellogenèse	Premières inclusions vitellines disposées en couronne - occupation progressive de l'espace cytoplasmique par le vitellus à l'exclusion de la zone périphérique. Diamètre 150-300 µ.
IV	Vitellogenèse	Ovocyte rempli d'inclusions vitellines et entouré de 3 enveloppes : la zone pellucide, la thèque et la granulosa. Diamètre 300-400 µ.
V	Ovocyte hyalin	Coalescence des inclusions en un vitellus hyalin - augmentation rapide de taille de l'ovocyte. Diamètre 400-500 µ.

La fin de la vitellogenèse est marquée chez la Limande (ce n'est pas le cas chez tous les Téléostéens) par la formation d'un vitellus hyalin qui résulte de la coalescence des inclusions vitellines pendant la maturation : les globules absorbent l'essentiel de l'eau qui entre alors dans l'ovocyte, en augmentent le volume et fusionnent en un vitellus transparent et fluide (Oshiro et Hibiya, 1981). L'ovocyte est alors prêt à être libéré de son follicule. Après la ponte, les follicules vides prennent un aspect lobé et dégénèrent rapidement. Certains ovocytes, mûrs ou non, ne seront pas émis : ils entrent en atrésie et se transforment en « corpora atretica ». L'ovaire

retrouve, après la ponte, son aspect immature qui persistera pendant le repos sexuel.

Méthodes d'étude de la croissance

Pour les déterminations individuelles de l'âge, nous avons utilisé les otolithes (sagitta) pour leur facilité d'interprétation ; chez la Limande l'observation directe de l'otolithe entier est possible.

La détermination individuelle et précise de l'âge des Téléostéens marins des zones tempérées passe par :

- la connaissance de la période de ponte et du cycle sexuel
- l'établissement d'une date de naissance spécifique
- la certitude que les zones opaques et hyalines observées sur l'otolithe correspondent effectivement aux périodes de croissance active et aux ralentissements hivernaux.

Nous avons donc, pour l'espèce, établi une date de naissance moyenne pour les individus vivant en Manche orientale et en baie de Douarnenez. Par ailleurs, nous avons vérifié la correspondance entre la densité optique des dépôts et les saisons.

Les paramètres L_∞ K et t_0 de l'équation de Von Bertalanffy (1938) ont été calculés pour les femelles et les mâles de la baie de Douarnenez par la méthode proposée par Abramson (1971) dans le programme BGC3. Leur détermination pour les individus de Manche orientale a été réalisée par application du diagramme de Lockwood (1974).

LA REPRODUCTION :

Evolution des stades sexuels

En Manche orientale, la répartition des stades sexuels a été suivie pendant sept mois (de février à décembre 1984), en tenant compte de l'âge des reproductrices (Fig. 2).

En février, les femelles les plus âgées (Gr. 4) sont aussi celles qui ont les ovaires les plus développés (stade IV) ; elles sont prêtes à pondre, alors que les plus jeunes ne le sont pas encore.

En mars, les stades de post-ponte (stade V) sont fréquemment observables chez les femelles des groupes 4, 5 et 6 ; la plupart des reproductrices n'en sont toutefois encore qu'au stade de la ponte. Les plus jeunes du groupe 3 commencent à posséder des ovocytes hyalins dans leurs ovaires ; certaines ont déjà pondu. En revanche le développement sexuel des femelles du groupe 2 n'a que très peu progressé : leurs ovaires restent petits (stade II) ; les signes extérieurs de vitellogenèse sont rares.

En avril, la fréquence du stade V (post-ponte) augmente ; la majeur partie des femelles aptes à se reproduire sont au stade IV, en cours de ponte. Quelques rares attardées restent au stade III ; il est vraisemblable qu'elles ne pondront pas.

En mai, les femelles de tous les groupes d'âge (rarement du groupe 2) ont des

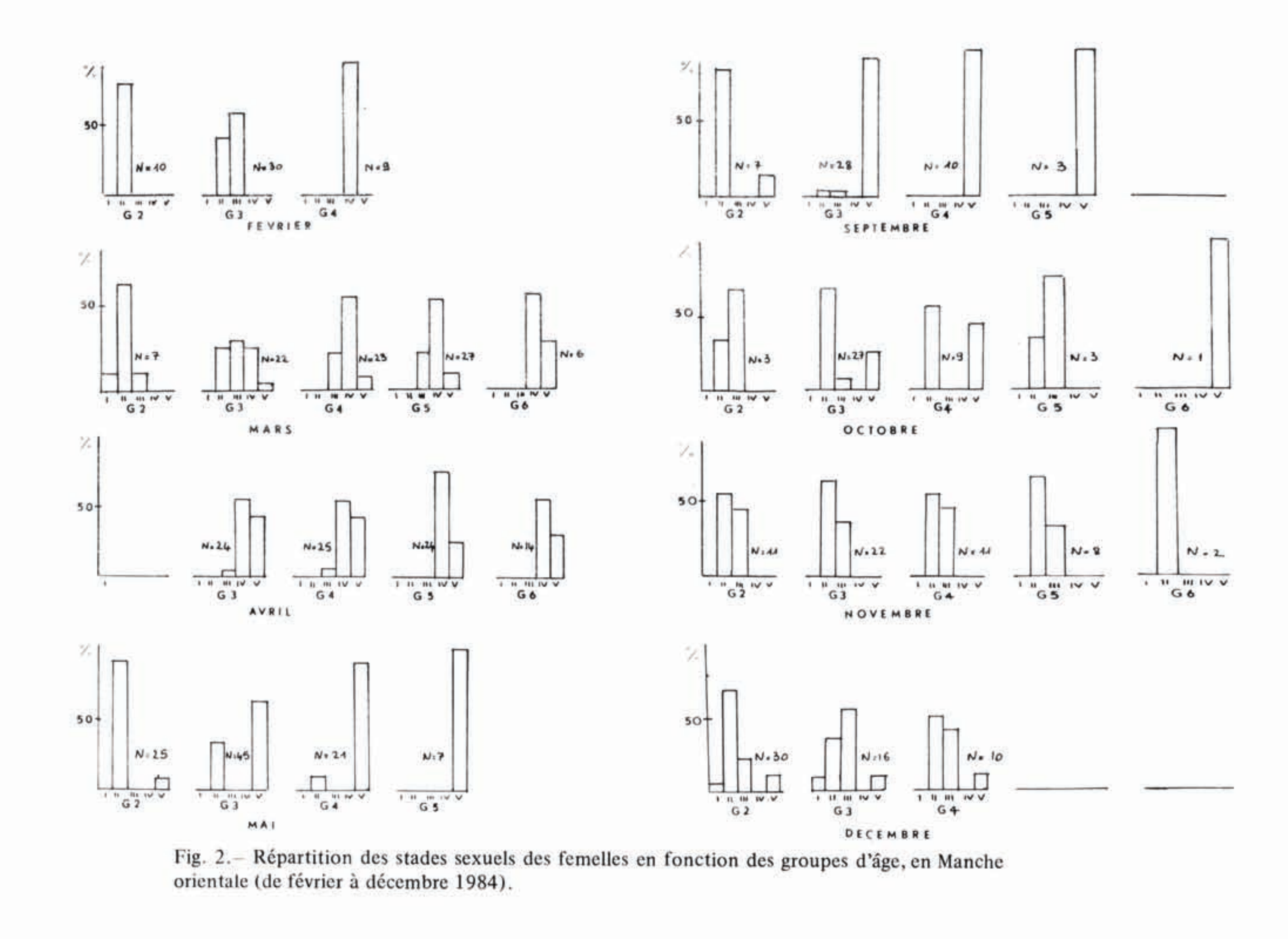


Fig. 2.– Répartition des stades sexuels des femelles en fonction des groupes d'âge, en Manche orientale (de février à décembre 1984).

ovaires en post-ponte (stade V) ou en début de développement (représenté par le stade II sur la figure). Aucune reproductrice n'est au stade IV : la ponte est terminée.

En septembre, les femelles des groupes 3 et plus ont des ovaires en récupération (stade IV) ; celles du groupe 2 paraissent, comme au mois de mai, en début de développement (stade II).

En octobre, les reproductrices, quel que soit leur groupe d'âge, sont en majorité aux stades II et III (début de développement et vitellogenèse) ; le groupe 2 reprend sa maturation ; lors de la prochaine période de reproduction, il achèvera son cycle et pondra.

En novembre et décembre, le nombre de femelles aux stades II et III s'accroît ; les plus âgées sont au stade IV en février.

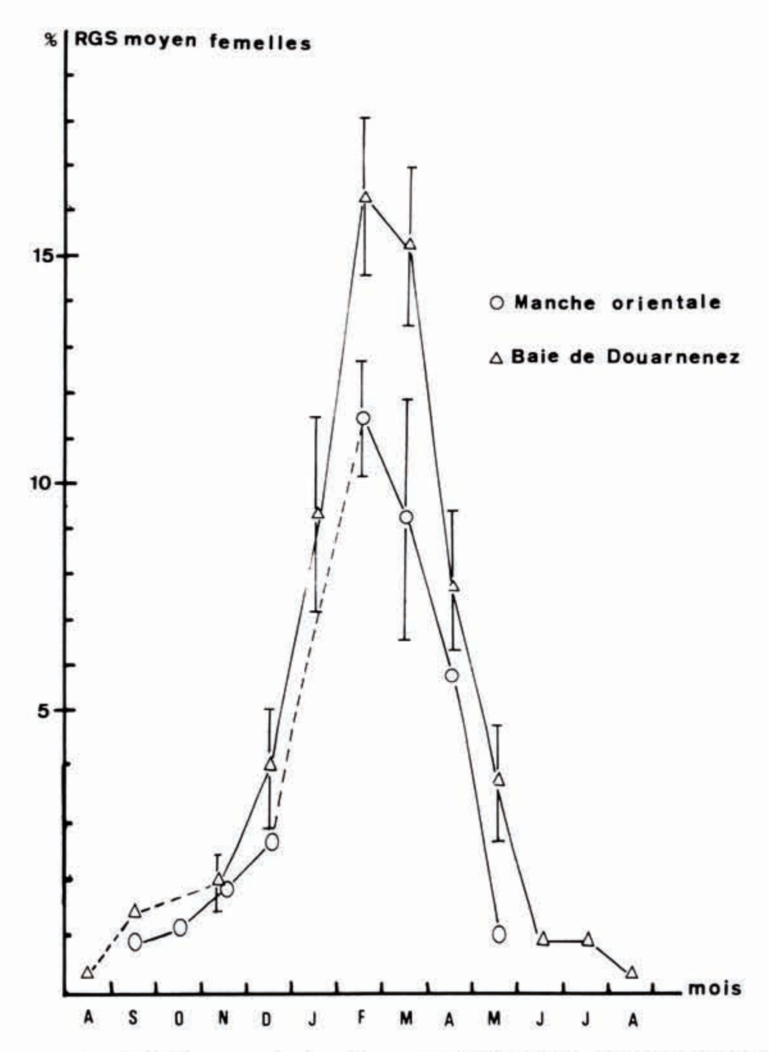


Fig. 3.– Evolution du RGS moyen des femelles au cours d'une année en baie de Douarnenez et en Manche orientale (RGS moyens calculés sur les quatre années de l'étude en baie de Douarnenez).

Tabl. IIIa. – Variations mensuelles du rapport gonado-somatique moyen des femelles en Manche orientale.

MOIS	F	M	A	M	S	O	N	D
n	107	129	131	70	60	49	60	59
RGS	11,55	9,34	5,8	1,07	0,96	1,2	1,89	2,74
σ	6,16	14,69	13,8	0,32	0,11	0,14	0,59	15,88
± 2 Sm	1,19	2,59	2,42	0,08	0,01	0,04	0,15	4,07

Tabl. IIIb. – Variations mensuelles du rapport gonado-somatique moyen des femelles en baie de Douarnenez.

MOIS	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
n	29	60	32	17	32	4	12	1	5	-	31	20
RGS %	9,4	16,4	15,3	7,8	3,8	1,4 0,7	1,0	0,6	1,0	-	1,9	4,0
σ	5,7	7,0	5,1	3,2	2,8	0,9 1,6	0,5		2,1 0,8 1,9	-	0,8	2,3
± 2 Sm	2,2	1,8	1,8	1,7	1,0	-	0,3		2,9	-	0,3	1,1

Evolution du rapport gonado-somatique

La variation mensuelle des rapports gonado-somatiques des limandes, mâles et femelles, a été suivie pendant quatre ans (de 1976 à 1979) en baie de Douarnenez et au cours de deux cycles (1983-85) en Manche orientale.

Evolution du rapport gonado-somatique des femelles (Fig. 3 - Tabl. III)

Le tracé des variations du rapport gonado-somatique moyen des limandes femelles fait apparaître un pic annuel dont la partie ascendante est située dans la période automne-hiver et la partie descendante dans celle hiver-printemps (Fig.3). La Limande, qu'elle soit de Manche orientale ou de baie de Douarnenez, est donc une espèce à ponte hivernale et printanière. D'après l'évolution du RGS moyen pendant les trois premiers mois de l'année, le début des pontes se situe en février chez les limandes des deux zones étudiées ; la fin des pontes (valeurs minimales du RGS) apparaîtrait au mois de mai en Manche et en juin en baie de Douarnenez. Les valeurs mensuelles du RGS moyen obtenues chez les femelles de Manche orientale sont toujours inférieures à celles des limandes de la baie de Douarnenez, en particulier en février où la différence est maximale (5 %).

Le rapport gonado-somatique maximum observé est de 33 % pour l'espèce en baie de Douarnenez et en Manche ; il augmente avec l'âge, au moins jusqu'à la sixième année en baie et jusqu'à la cinquième en Manche (Fig. 4,a et b). Le plus grand écart (10 %) entre les RGS maxima apparaît à la fin du mois de février chez

les femelles du groupe 2 dont la participation à la reproduction serait différente d'une zone à l'autre. De juin à décembre les RGS maxima restent inférieurs à 5 % quels que soient l'âge et l'origine des femelles.

Evolution du rapport gonado-somatique des mâles

Les mâles de Limande sont sexuellement mûrs en novembre-décembre, soit environ deux mois avant les femelles sur les deux zones d'étude (Fig. 5 - Tabl. IV). La plus forte décroissance du RGS apparaît de janvier à avril, traduit leur participation au frai et confirme l'activité sexuelle de l'espèce établie à l'aide des femelles de février à mai.

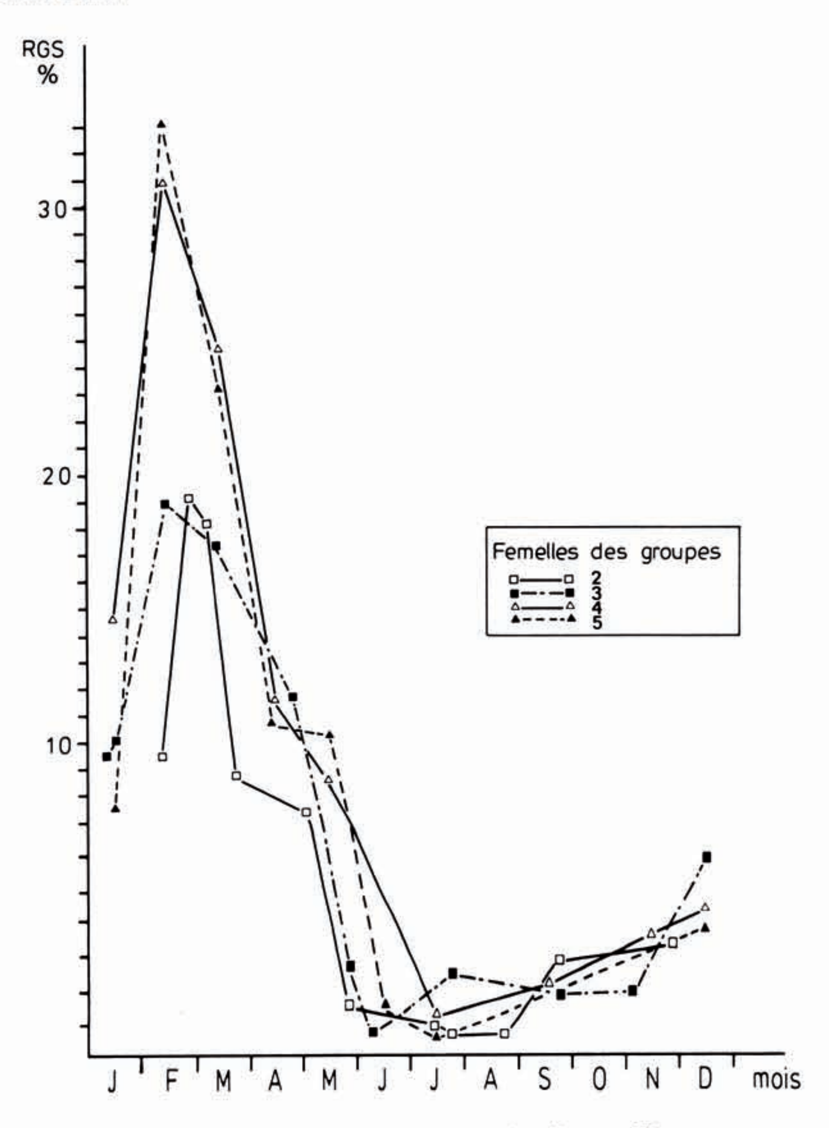


Fig. 4.– Evolution du RGS maximum des femelles avec l'âge

4a - Limandes de la baie de Douarnenez

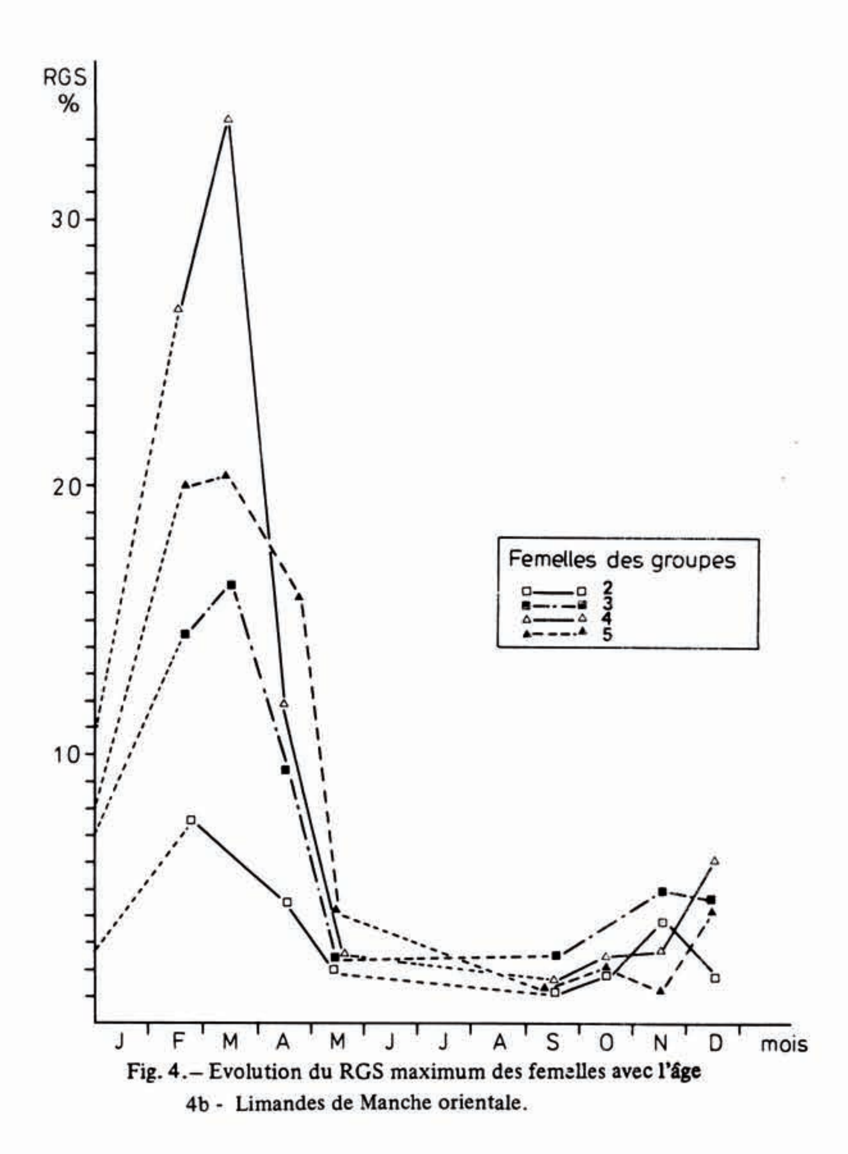


Fig. 4.— Evolution du RGS maximum des femelles avec l'âge
4b - Limandes de Manche orientale.

Etude histologique (Tabl. 5)

Cette étude n'a été réalisée que chez les limandes de la baie de Douarnenez.

L'accroissement lent des ovocytes de Limande *Limanda limanda* commence au mois de juin, mais l'ovaire a encore un aspect histologique proche de celui des immatures.

Les premiers globules agencés en couronne n'apparaissent qu'en septembre ; les plus gros ovocytes mesurent alors 180 μm de diamètre. Les dépôts vitellins s'accumulent pendant les trois mois suivants : en janvier, la vitellogenèse est bien avancée chez la plupart des femelles.

Tabl. IVa. – Variations mensuelles du rapport gonado-somatique moyen des mâles en Manche orientale.

MOIS	F	M	A	M	S	O	N	D
n	21	21	37	33	10	7	6	26
RGS	1,32	1,06	0,36	0,26	0,38	1,13	1,46	1,42
σ	1,91	0,69	0,21	0,28	0,32	0,81	1,99	2,18
± 2 Sm	0,42	0,24	0,04	0,05	0,10	0,5	0,63	0,28

Tabl. IVb. – Variations mensuelles du rapport gonado-somatique moyen des mâles en baie de Douarnenez.

MOIS	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
n	25	25	9	6	-	-	7	-	5	-	34	24
RGS %	1,9	1,0	0,9	0,5	-	-	0,4	-	0,5 0,5		2,1	2,4
σ	0,7	0,3	0,4	0,2	-	-	0,3	-	0,8 0,2		0,6	0,7
± 2 Sm	0,3	0,1	0,3	0,2	-	-	0,3	-	0,2		0,2	0,3

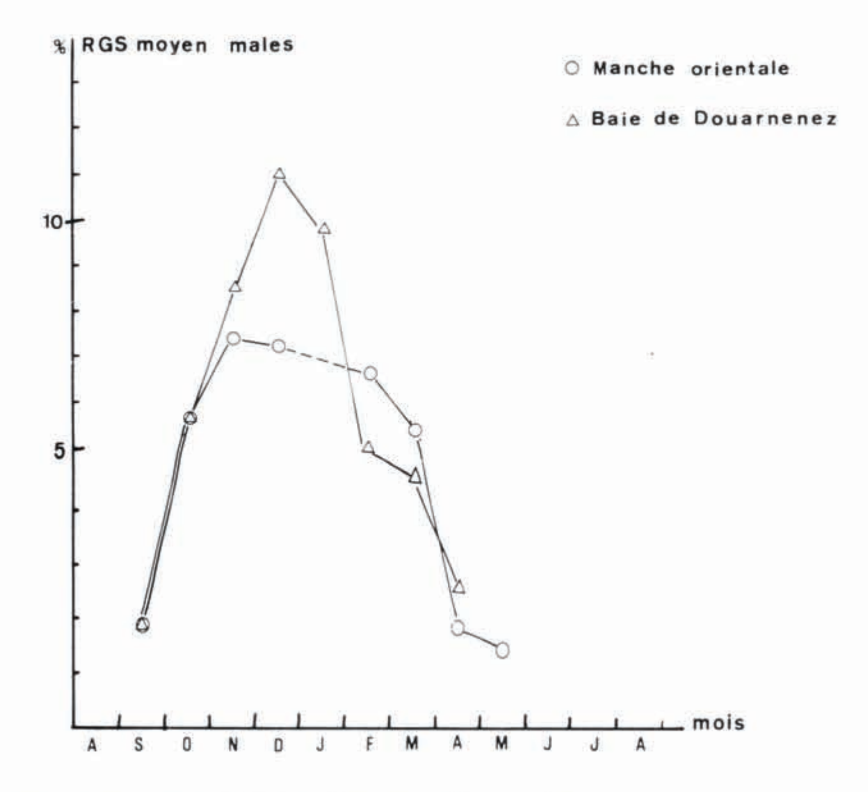


Fig. 5.– Evolution du RGS des mâles au cours d'une année.

Tabl. V. – Les étapes du cycle sexuel et de la maturation des ovaires (ϕ max ovocytes : diamètres relevés sur préparations histologiques).

MOIS	STADE	ETAPES DE LA MATURATION	Ø MAX. OVOCYTES
JUIN	I	Début d'accroissement lent	95 µ
JUILLET	I - II	Accroissement lent Début d'hétérogénéité cytoplasmique	120 µ
SEPTEMBRE	II - III	Accroissement lent Début de vitellogenèse (globules en couronne)	180 µ
NOVEMBRE	III	Vitellogenèse peu avancée	190 µ
DECEMBRE	III	Vitellogenèse assez avancée	300 µ
JANVIER	IV	Vitellogenèse avancée	365 µ
FEVRIER	V	Vitellogenèse assez ou très avancée Ovocytes de taille assez variable Début de ponte	485 µ
MARS	V	Pontes en cours Maturation très avancée	360 µ
AVRIL	V	Pontes en cours ou finies Gros ovocytes non pondus Début d'atrésie	300 - 325 µ
MAI	-	Stades de post-ponte Nombreux ovocytes atrésiques Ovocytes de taille très variable	70 µ

Les pontes commencent en février, mais restent très partielles. L'essentiel du contenu ovarien n'est pas encore pondu : les ovocytes restants, de diamètres homogènes, bourrés de réserves, ou hyalins, ne compriment encore que quelques rares follicules vides. Ceux-ci, plus nombreux en mars, témoignent d'émissions plus fréquentes à ce moment.

Les pontes continuent en avril, mais les ovaires conservent dans leurs parois de nombreux ovocytes dont certains présentent déjà des signes d'atrésie. La dégénérescence s'accentue en mai ; les petits ovocytes du stock de réserve contrastent alors avec les gros ovocytes chargés de vitellus et atrésiques pour la plupart. Les pontes sont alors terminées ; les femelles retrouvent leur repos sexuel qui sera de courte durée.

L'étude histologique des ovaires révèle, chez la Limande, l'atrésie considérable dont le rapport gonado-somatique ne pouvait rendre compte. L'émission des œufs se termine en avril et non pas en mai ou juin comme le laissait pressentir le R.G.S. La rupture de pente observée sur son tracé correspond donc bien à un début de dégénérescence du contenu ovarien dont la totalité n'est pas émise. La décroissance plus lente du R.G.S. moyen en mai et juin ne traduit pas les pontes tardives de l'espèce, mais la résorption, lente, des ovocytes non émis.

CROISSANCE EN LONGUEUR ET RELATIONS TAILLE - POIDS :

Croissance en longueur

Pour chaque secteur, une date de naissance du groupe 0 a été choisie ; elle ne correspond pas nécessairement avec le centre de la période de ponte, mais elle peut se rapprocher des maxima d'émission. Elle coïncide avec une date moyenne de libération et de fécondation des ovules, prise comme origine pour la vie de l'espèce.

Ces dates de naissance sont :

- le 15 mars dans la baie de Douarnenez ;
- le 1er avril en Manche orientale.

Les équations de croissance linéaire représentées graphiquement par la figure 6 ont été calculées à partir des couples âge-longueur de 1 130 femelles et de 271 mâles capturés en Manche orientale et de 349 femelles et de 243 mâles capturés en baie de Douarnenez.

Ces équations et les intervalles de mesures figurent au tableau VI.

A âge égal, les longueurs moyennes des individus vivant en Manche orientale sont, à partir de la deuxième année, inférieures à celles des individus de la popula-

Tabl. VI. – Equations de croissance linéaire (modèle de Von Bertalanffy) et intervalles des valeurs observées chez les limandes de la baie de Douarnenez et de Manche orientale.

		BAIE DE DOUARNENEZ	MANCHE ORIENTALE
FEMELLES	Equation	$L_T = 41,8 \; \lvert 1 - e^{-0,54 \, (t - 0,24)} \rvert$	$L_T = 31,6 \; \lvert 1 - e^{-0,58 \, (t - 0,16)} \rvert$
	Intervalle d'âges	6 à 85 mois	6 à 85 mois
	Intervalle de tailles	6,5 cm à 43,5 cm	10,0 cm à 37,0
MALES	Equation	$L_T = 36,1 \; \lvert 1 - e^{-0,63 \, (t - 0,29)} \rvert$	$L_T = 29,0 \; \lvert 1 - e^{-0,61 \, (t + 0,03)} \rvert$
	Intervalle d'âges	7 à 74 mois	6 à 84 mois
	Intervalle de tailles	7,5 cm à 39,5	16,0 cm à 32,0 cm

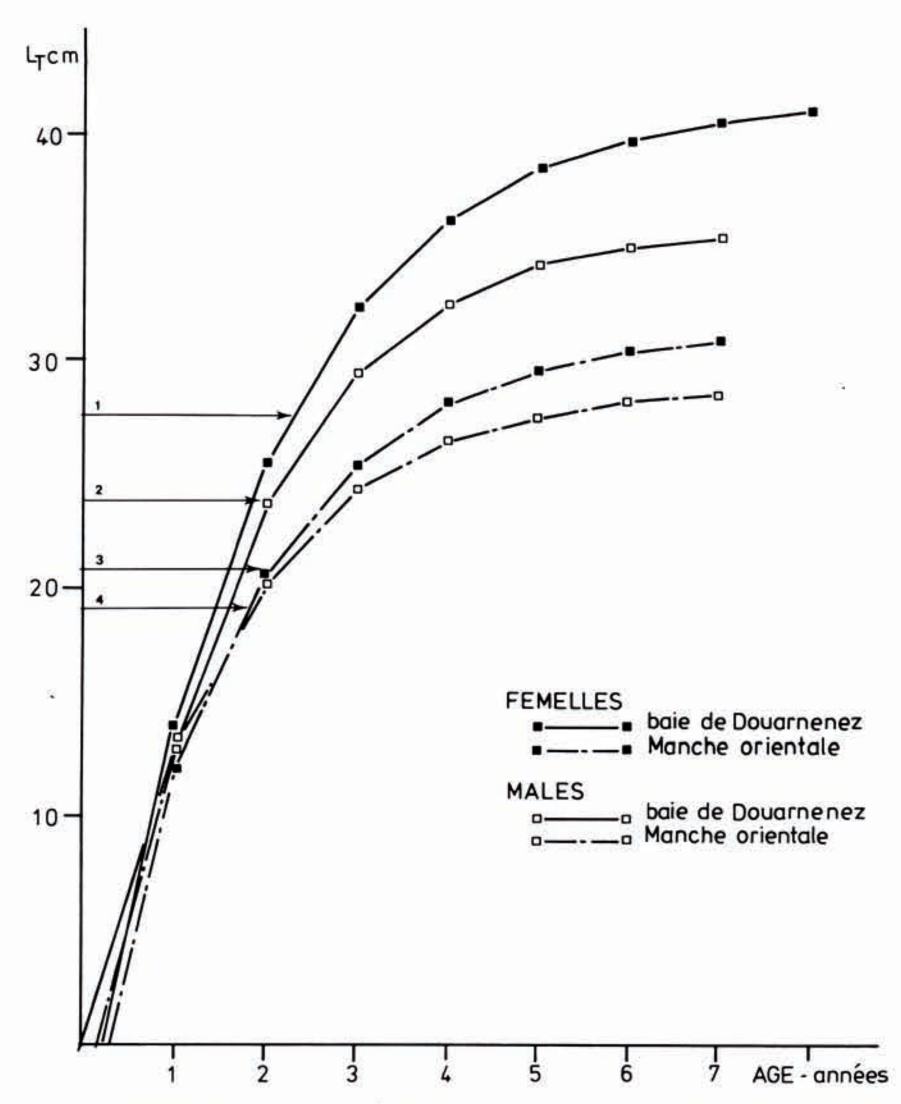


Fig. 6.– Croissance en longueur (modèle de Von Vertalanffy) des mâles et des femelles en baie de Douarnenez et en Manche orientale. Les chiffres 1 à 4 correspondent à des longueurs totales équivalentes aux 2/3 de la longueur asymptotique

de la baie de Douarnenez : 1. pour les femelles, 2. pour les mâles
de Manche orientale 3. pour les femelles, 4. pour les mâles

tion de la baie de Douarnenez. La différence de croissance entre mâles et femelles ne devient évidente qu'à la fin de la troisième année : les mâles sont alors en moyenne plus petits que les femelles (de 2 à 5 cm selon le secteur d'étude).

La croissance en longueur varie en fonction du sexe et du secteur d'origine des limandes ; la différence porte notamment sur les valeurs de la longueur asymptotique L_∞ (Fig. 6). Dans chacune des populations, les mâles ont une meilleure croissance que les femelles : à 6 ans, les femelles ont une taille moyenne voisine de leur

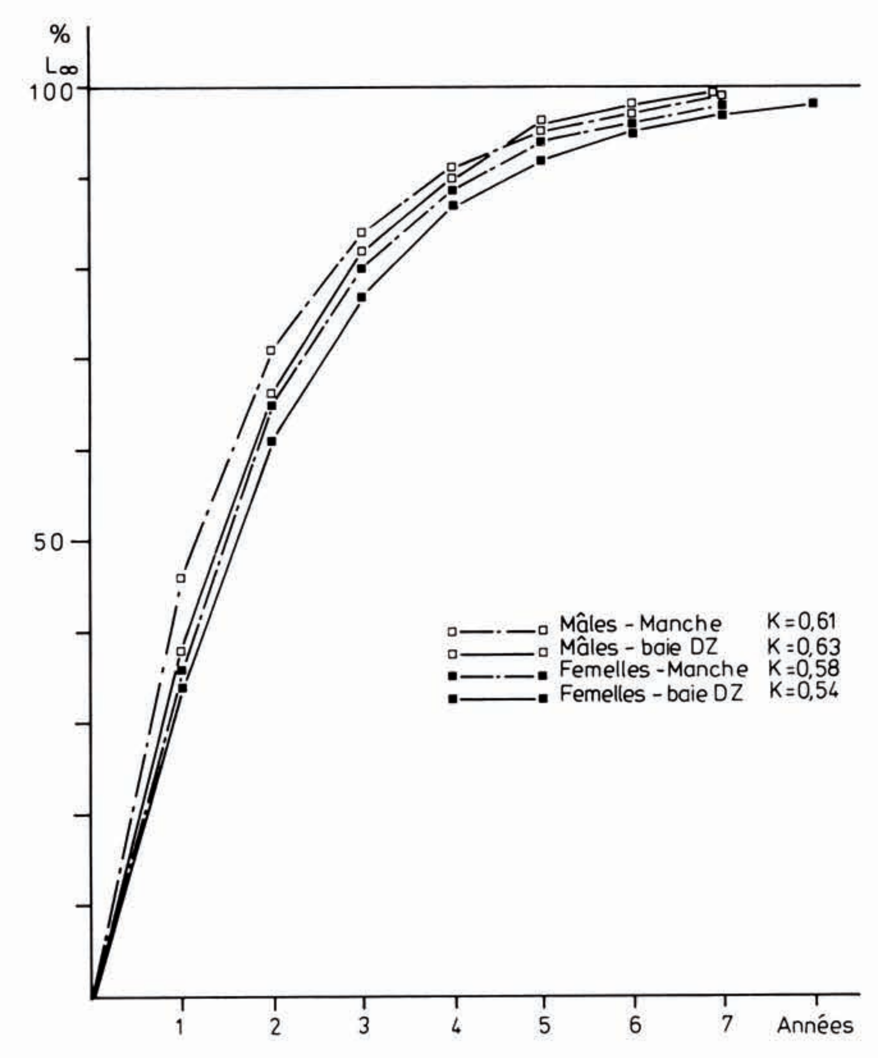


Fig. 7. – Vitesse de croissance des Limandes en baie de Douarnenez et en Manche orientale.

longueur à l'infini ; les mâles en sont proches dès 5 ans.

La vitesse de croissance exprimée en pourcentage de la longueur asymptotique et traduite graphiquement (Fig. 7) ne met pas en évidence de différences marquées entre les sexes et les zones d'étude.

Relations longueur-poids (Tabl. VII)

Les relations taille-poids de la Limande en baie de Douarnenez et en Manche orientale ont pour équations :

Tabl. VII. – Relations longueur-poids et intervalles des valeurs observées chez les limandes de la baie de Douarnenez et de Manche orientale.

ORIGINE	SEXE	n	INTERVALLE DES VALEURS	EQUATIONS
BAIE DE DOUARNENEZ	F	303	L_{Tm} = 6,1 cm Ppm = 2,1 g L_{TM} = 44,5 cm Ppm = 1270 g	$Pp = 5{,}83.10^{-3}\ L_T^{3,21}$
	M	201	L_{Tm} = 6,5 cm Ppm = 2,8 g L_{TM} = 39,5 cm Ppm = 652 g	$Pp = 7{,}75.10^{-3}\ L_T^{3,10}$
MANCHE ORIENTALE	F	635	L_{Tm} = 15 cm Ppm = 45 g L_{TM} = 32 cm Ppm = 630 g	$Pp = 8{,}68.10^{-3}\ L_T^{3,17}$
	M	210	L_{Tm} = 15 cm Ppm = 44 g L_{TM} = 31 cm Ppm = 560 g	$Pp = 17{,}06.10^{-3}\ L_T^{2,90}$

TAILLE ET AGE DE PREMIERE MATURITÉ SEXUELLE DES FEMELLES

Le tracé de l'ogive de maturité (pourcentage d'individus matures en fonction de la taille ou de l'âge), permet de définir une taille et un âge de première maturité pour lesquels 50 % des individus sont aptes à se reproduire. La détermination par cette méthode a été faite uniquement en Manche, au cours de la période de reproduction de l'espèce. Pendant cette période, la différence entre les individus matures et immatures est en effet plus nette. En baie de Douarnenez, l'examen des RGS individuels et leur correspondance avec l'état histologique des ovaires a notamment été réalisé chez des femelles des groupes 2 et 3, pendant la période de ponte. Cette étude ne permet pas d'établir les ogives, mais apporte des indications sur l'âge probable de première maturité.

Les femelles de Manche orientale atteignent leur première maturité sexuelle à une taille de 21,6 cm et à un âge de 2,6 ans (Fig. 8-9 et Tabl. VIII-IX). L'examen histologique des ovaires des femelles de groupe 2, capturées au début de la période de ponte en baie de Douarnenez, révèle une vitellogenèse très avancée (stade IV) chez la plupart ; leurs plus gros ovocytes atteignent 370 μm de diamètre (maximum avant la ponte 480 μm). La correspondance « diamètre maximum des ovocytes-valeurs du RGS » permet de supposer que les femelles au RGS supérieur à 5 % en février se reproduiront dans l'année (Tabl. X). En baie de Douarnenez, la Limande se reproduirait ainsi au début de la troisième année, à une taille moyenne de 27 cm.

DISCUSSION

La période de reproduction de la Limande est printanière sur la plupart des zones géographiques de son aire de répartition (Tabl. XI).

L'espèce se reproduit surtout de février à avril sur les aires de ponte du sud de

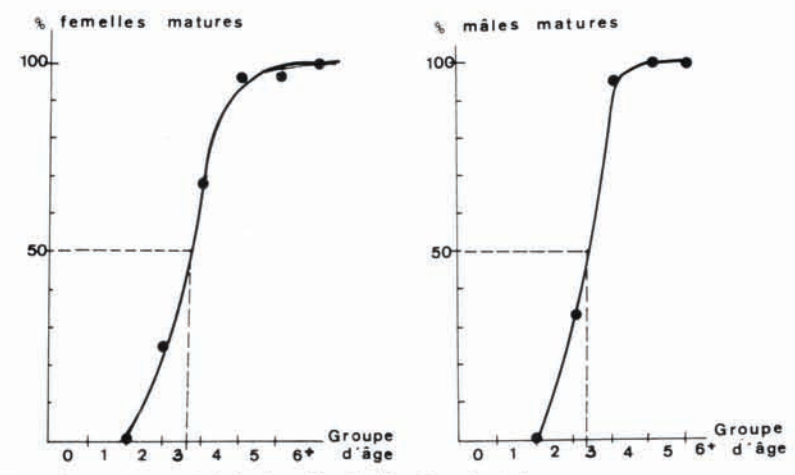


Fig. 8.– Ogive de maturité des femelles de Manche orientale
(Détermination de la taille de première reproduction)

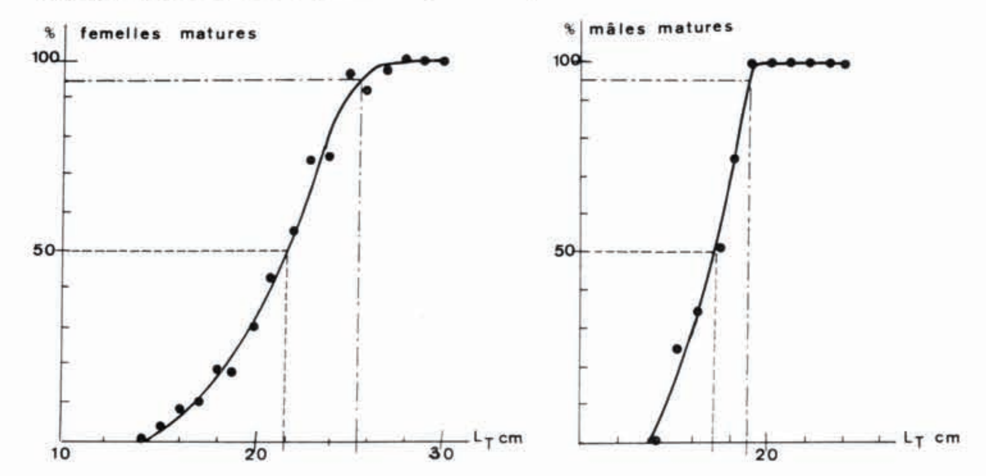


Fig. 9.– Ogive de maturité des femelles de Manche orientale
(Détermination de l'âge de première reproduction)

la mer du Nord. Les pontes commencent plus tard sur les aires septentrionales ; décalées vers la fin du printemps, elles durent aussi trois mois, en moyenne (Lee, 1972 ; Htun-Han, 1975) (Fig. 10). Toutefois les travaux plus anciens de Johansen (1912 - Belt Sea), d'Ehrenbaum et Strodtmann (1904 - Baltique Ouest), de Heincke et Ehrenbaum (1900 - mer du Nord) citées par Poulsen (1933), font état de périodes de ponte plus longues commençant en février ou avril et s'étendant jusqu'en juillet-août, voire même septembre. Au terme de son étude, Poulsen conclut, en 1933, à une période de ponte plutôt longue pour la Limande, essentiellement printanière à prolongement estival pour les populations de la mer du Nord. L'espèce se reproduirait plus tard dans les eaux intérieures, notamment en Baltique, qu'en mer du Nord. Pour Russell (1976) les pontes de Limande ont surtout lieu de mars

Tabl. VIII. – Pourcentages de femelles sexuellement mûres en fonction de la taille en Manche orientale.
Tabl. IX. – Pourcentages de femelles sexuellement mûres en fonction de l'âge en Manche orientale.
Tabl. X. – Rapports gonado-somatiques individuels et diamètre maximum des ovocytes de femelles du groupe 2, capturées en baie de Douarnenez au mois de février.

LONGUEUR L_T (cm)	NOMBRE DE FEMELLES		POURCENTAGE DE MATURES
	Immatures	Matures	
10	2	0	0
11	6	0	0
12	6	0	0
13	6	0	0
14	16	0	0
15	57	2	3,4
16	32	3	8,5
17	39	4	9,3
18	29	7	19,4
19	32	7	17,9
20	27	11	28,9
21	17	13	43,3
22	12	15	55,5
23	12	34	73,9
24	17	48	73,8
25	2	52	96,3
26	3	43	93,5
27	1	32	96,9
28	0	18	100
29	0	7	100
30	0	6	100
31	0	2	100
TOTAL	316	304	

Tabl. VIII

GROUPE D'AGE	NOMBRE DE FEMELLES		POURCENTAGE DE MATURITE
	Immatures	Matures	
0	-	-	-
1	1	20	5 %
2	68	138	22,2 %
3	95	43	68,8 %
4	90	10	90 %
5	50	4	92,5 %
TOTAL	304	215	

Tabl. IX

L_T (cm)	RGS %	DIAMETRE MAXIMUM DES OVOCYTES (µ)
21,5	8,0	289
21,5	19,1	368
22,5	13,4	372
24,0	2,9	233
27,5	8,5	346
28,5	9,5	355

Tabl. X

à juin le long des côtes anglaises ; elles sont plus tardives au nord qu'au sud. En Manche orientale et en baie de Douarnenez, les limandes commencent à pondre au mois de février ; le nombre de femelles en cours de ponte s'accroît en mars dans la baie et en avril en Manche. Les pontes s'achèvent à la fin du mois d'avril sur les deux zones d'étude ; le prolongement estival de la période de ponte de la Limande serait donc particulier aux populations les plus nordiques qui ne rencontrent qu'à la fin du printemps et en été les conditions physiques optimales (température, photopériode...) nécessaires à leur reproduction.

Aucun des auteurs cités ne mentionne l'atrésie ovocytaire considérable que nous avons observée chez les femelles de Limande en fin de ponte, en baie de Douarnenez. Le rapport gonado-somatique moyen au début de cette période d'atrésies, qui commence en mai, est environ de 10 %. Cette dégénérescence d'ovocytes en cours de vitellogenèse et d'ovocytes mûrs, observée plusieurs années consécutives chez toutes les femelles aptes à se reproduire, pourrait être une particularité des limandes de la baie. Une étude histologique des ovaires de limandes de Manche orientale s'avère donc indispensable.

Tabl. XI. – Périodes de ponte de la Limande observées sur son aire de répartition géographique.

LOCALITE	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	AUTEUR
ISLANDE				—	—	—							JONSSON, 1966
MER DU NORD		—	—	—	—	—							POULSEN, 1933
MER DU NORD (SUD)		—	—										HTUN-HAN, 1978
ILE DE MAN		—	—										ORTEGA-SALAS, 1979
COTE BELGE	—	—	—										GILIS, 1966
COTES BRITANNIQUES		—	—	—	—	—							RUSSEL, 1976
MANCHE ORIENTALE		—	—	—									TASSEL (cette étude)
BAIE DE DOUARNENEZ		—	—	—									DENIEL, 1981

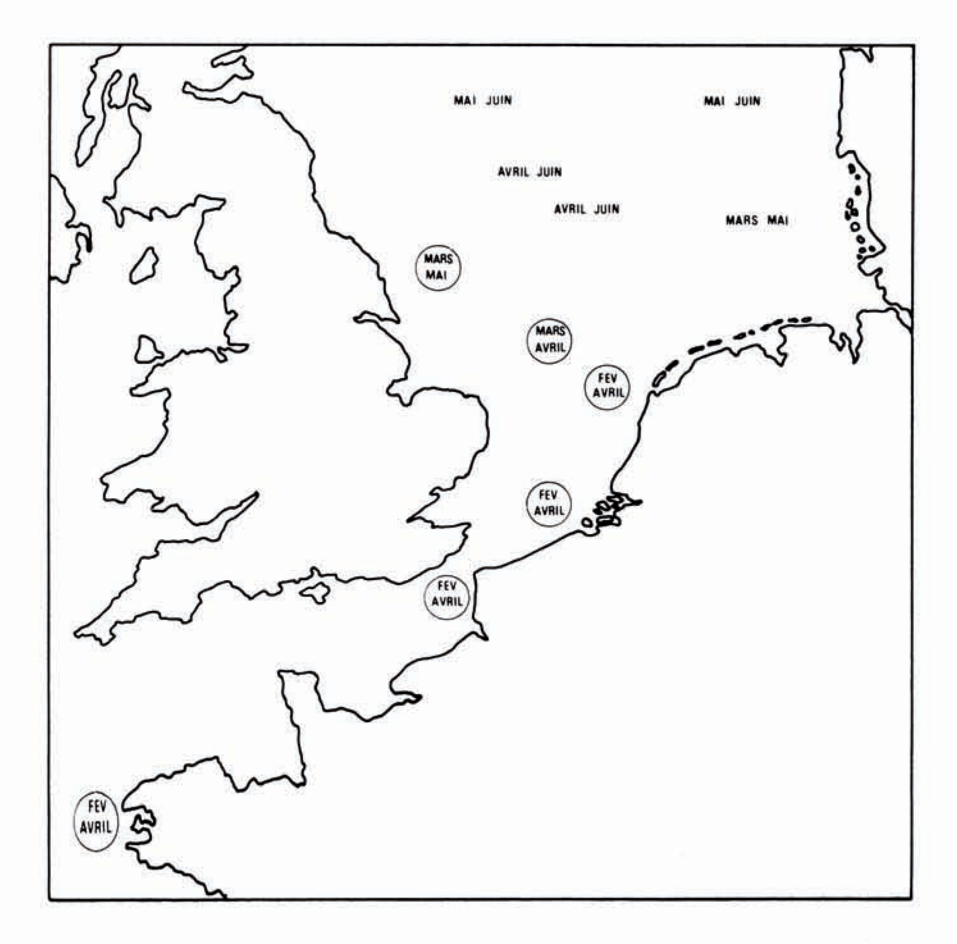


Fig. 10.– Aires et périodes de ponte de la Limande *L. limanda* en mer du Nord (d'après Lee, 1972 et cette étude).

Tabl. XII. – Tailles moyennes calculées en fonction de l'âge à partir des équations de Von Bertalanffy.

C.M.N. : Centre Mer du Nord } d'après Lee, 1972
S.M.N. : Sud Mer du Nord }
M.O. : Manche orientale
B.D. : Baie de Douarnenez.

AGE ANNEES	FEMELLES				MALES			
	C.M.N.	S.M.N.	M.O.	B.D.	C.M.N.	S.M.N.	M.O.	B.D.
1	7,0	8,9	12,2	14,0	6,6	7,0	13,5	13,0
2	11,5	14,4	20,7	25,6	11,6	13,5	20,6	23,8
3	15,3	19,1	25,5	32?4	14,9	17,5	24,4	29,6
4	18,2	22,9	28,2	36,3	16,9	20,0	26,5	32,6
5	20,7	26,3	29,7	38,6	18,2	21,7	27,6	34,3
6	22,5	28,8	30,5	39,9	19,1	22,5	28,3	35,1
7	24,0	30,9	31,0	40,7	19,7	23,1	28,6	35,6
8	25,4	33,1	-	41,2	-	-	-	-
9	26,4	34,3	-	-	-	-	-	-
10	27,2	35,8	-	-	-	-	-	-

Les tailles moyennes par âge, calculées à partir de l'équation de Von Bertalanffy, révèlent l'existence d'un gradient de croissance en fonction de la latitude (Tabl. XII). A âge égal, et quel que soit le sexe, les limandes du centre de la mer du Nord sont plus petites que celles de la baie de Douarnenez. L'espèce est en baie proche de sa limite sud de répartition d'abondance ; elle y trouve vraisemblableemnt des conditions physiques plus favorables à sa croissance que sur les zones nordiques. La présence de grands et vieux individus (femelle : L_{TM} = 46 cm - mâle : L_{TM} = 40 cm ; Gr = 6) en baie de Douarnenez peut, par pailleurs, être le fait d'une exploitation très faible de la population qui y vit. Une situation comparable existait en 1966 le long des côtes islandaises : le stock de limandes, alors peu exploité, comportait une proportion relativement grande d'individus âgés (femelle : L_{TM} = 42 cm ; Gr = 12) (Jônsson, 1966). Les limandes d'Islande occupaient à cette époque une position intermédiaire entre les limandes à bonne croissance de l'ouest de la mer Baltique et celles à croissance lente de la mer du Nord.

Lorsque la longueur asymptotique (L_∞est assimilable à la longueur maximale réellement atteinte par l'espèce et quand l'exposant b de la relation longueur-poids avoisine 3, la taille à la première maturité sexuelle est égale aux deux tiers de L_∞ (Daget, 1972). Ces conditions étant réunies pour les limandes de cette étude, nous avons calculé les tailles de première maturité théoriques (Tabl. XIII) : elles sont très proches des tailles observées, comme cela a déjà été remarqué chez d'autres espèces de poissons plats (Deniel, 1981). Toutes conditions préalables établies, la taille à la première maturité de la Limande peut donc être estimée à partir de la

longueur asymptotique avec une précision satisfaisante.

D'après nos observations, 33 % des femelles du groupe 2 pondent effectivement en Manche orientale ; la plupart d'entre elles ne se reproduiront qu'en entrant dans leur quatrième année : 68,8 % des femelles du groupe 3 participent à la reproduction (Tabl. IX). Les âges de première maturité seraient de 2,6 ans chez les femelles de Manche orientale ; elles se reproduiraient un peu plus tard ou au même âge que celles de mer du Nord (2,0 à 2,6 ans selon Lee, 1972).

Tabl. XIII.– Tailles calculées à la première maturité sexuelle observée et longueur totale asymptotique des limandes de Manche orientale et de Baie de Douarnenez.

A. t. : Age théorique de première maturité (en années) déduit de la courbe de croissance.
L_Tma : Taille à la première maturité observée.

		$L_{T\infty}$	2/3 $L_{T\infty}$	A.t.
BAIE DE DOUARNENEZ	Femelles	41,8	27,8	2,3
	Mâles	36,1	24,0	2,1
MANCHE ORIENTALE	Femelles	31,6	21,0	2,1
	Mâles	29,0	19,3	1,9

REFERENCES

ABRAMSON N.J., 1971.– Computer programs for fish stock assessment, *F.A.O. Fish. Tech. Pap.*, 101 p. var.

BARR W.A., 1963a.– The endocrine control of the sexual cycle in the plaice *Pleuronectes platessa* (L.). I. Cyclical changes in the normal ovary. *Gen. Comp. Endocrinol.* 3 : 197-204.

BERTALANFF L. Von, 1938.– A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10 (2) : 181-213.

DAGET J., 1972.– Lois de croissance linéaire et pondérale. Mortalités, structures démographiques. *Doc. Sc. Centre de Pointe Noire*, ORSTOM, nouv. sér., 28 : 21-57.

DENIEL C., 1981.– Les poissons plats (Téléostéens - Pleuronectiformes) en baie de Douarnenez - Reproduction, croissance et migration des Bothidae, Scophthalmidae, Pleuronectidae et Soleidae. Thèse d'Etat, Univ. BREST : 476 p.

GILIS C., 1966. – La Limande *Limanda limanda* de la côte belge. *Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, CM 1966/C : 1, 10 p.

HTUN-HAN M., 1975.– The effects of photoperiod on maturation in the dab *Limanda limanda* (L.) Ph. D. Thesis, Univ. of East Anglia, U.K, 107 p.

– 1978a.– The reproduction biology of the dab *Limanda limanda* (L.) in the North Sea : Seasonal changes in the ovary. *J. Fish. Biol.* 13 : 351-359.

– 1978b.– The reproductive biology of the dab *Limanda limanda* (L.) in the North Sea : Seasonal changes in the testis. *J. Fish Biol.* 13 : 361-367.

– 1978c.– The reproductive biology of the dab *Limanda limanda* (L.) in the North Sea : Gonosomatic index, hepatosomatic index and condition factor. *J. Fish. Biol.* 13 : 369-378.

JÓNSSON G., 1966.– Contribution to the biology of the dab *Limanda limanda* L. in Icelandic waters. *Rit. Fishkideild.* 4 (3) : 1-36.

LAHAYE J., 1979.– Les cycles sexuels chez les poissons marins. *Séminaire Inst. Ocean. Paris*, 19 p.

LEE C.K.C., 1972.– The biology and population dynamics of the common dab *Limanda limanda* (L.) in the North Sea. Ph. D. Thesis. Univ. of East Anglia, U.K. : 105 p.

LOCKWOOD S.J., 1974.– Use of Von Bertalanffy growth equation to describe the seasonal growth of fish. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 35 : 175-179.

LOZANO Y REY D.L., 1960.– Pesces fisoclistos. *Mem. de la Real Acad. de Ciencas de Madrid.* 14 (3) : 613 p.

ORTEGA-SALAS A.A., 1980.– Seasonal changes in the common dab *Limanda limanda* (L.) in Isle of Man Waters. *J. Fish Biol.* 16 : 75-82.

OSHIRO T. et HIBIYA T., 1981.– Relationship of yolk globules fusion to ovocyte water absorption in the plaice *Limanda yokohamae* during meiotic maturation. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fisheries*, 47 (9) : 1123-1130.

POULSEN E.M., 1933.– Biology of the dab in Danish waters. *Rep. Dan. Biol. Stn*, 38 : 9-30.

RUSSEL F.S., 1976.– The eggs and plankton stages of British marine fishes. Academic Press, London : 400p.

WHEELER A., 1969.– The fishes of the British Isles and north-west Europe. Mac Millan, London : 529 p.

Accepté pour publication le 30.12.85